茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶片功能性状与土壤因子的关系

吴陶红，龙翠玲 *，熊 玲，李 娟，刘 奇

（贵州师范大学 地理与环境科学学院，贵阳 550025）

摘要：植物如何改变功能性状来适应环境一直是生态学的研究重点。为探究茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶片的适应策略，该文以茂兰自然保护区 5 个不同演替阶段(草本、灌木、灌乔、乔木和顶极群落)优势种为研究对象，测定不同演替阶段的优势植物叶片功能性状与土壤理化性质。结果表明:（1）随植被正向演替的进行，土壤全氮含量（STN）、土壤有机质含量（SOM）、土壤含水量（SWC）逐渐增加，土壤全磷含量（STP）和土壤全钾含量（STK）先增加后减少，土壤 pH 值整体呈减小的趋势。（2）随植被演替的进展，叶面积（LA）、叶干物质含量（LDMC）、叶厚度（LT）和叶片碳含量(LCC)逐渐上升，比叶面积(SLA)与叶片钾含量（LKC）与之相反，叶片氮含量(LNC)呈先升后降的趋势，叶片磷含量(LPC)呈先降后升的趋势。（3）冗余分析表明，演替初期植物主要分布在土壤 pH 值高而 STK、STP、SWC、SOM、STN 相对低的环境中，群落内植物叶片采取高 SLA、LNC、LPC，低 LA、LDMC、LT、LWC 的性状组合，演替晚期植物主要分布在土壤水分和养分较高的环境，LDMC、LT、LA、LWC 与演替初期相比呈上升趋势，SLA、LNC、LPC 与演替初期相比呈下降趋势。综上表明，随植被演替的进行，植物通过改变功能性状来适应环境，叶片功能性状由演替初期的开放性策略转向后期的保守性策略。

关键词：喀斯特森林，演替阶段，叶片功能性状，土壤因子，生态策略

中图分类号：Q948　　**文献标识码：**　　**文章编号：**

Relationship between plant leaf functional traits and soil factors at different succession stages in karst forest of Maolan

WU Taohong, LONG Cuiling*, XIONG Ling, LI Juan, LUI Qi

(*College of Geography and Environmental Sciences, Guizhou Normal University,* Guiyang, 550025, China)

Abstract: How plants change functional traits to adapt to the environment has always been the focus of ecology. In order to explore the adaptive strategies of plant leaves in different succession stages of Maolan Karst forest, taking the dominant species in five different succession stages (herb, shrub, shrub-arbor, arbor and climax community) in Maolan Nature Reserve as the research object, the leaf functional properties and soil physical and chemical properties of dominant plants in different succession stages were measured. The results showed that : (1) With the positive succession of vegetation, soil total nitrogen content (STN), soil organic matter content (SOM) and soil water content (SWC) gradually increased, soil total phosphorus content (STP) and soil total potassium content (STK) first increased and then decreased, and soil pH value showed a decreasing trend as a whole. (2) With the positive succession of vegetation, leaf area (LA), leaf dry matter content (LDMC), leaf thickness (LT) and leaf carbon content (LCC) gradually increased. On the contrary, specific

基金项目：国家自然科学基金（31660107）；黔科合基础[2020]1Z036；黔科合平台人才（[2020]6010，[2017]5726-45）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660107), Qianke He Foundation [2020] 1Z036；　Qianke He Platform Talents ([2020]6010，　[2017]5726-45)]。

第一作者：吴陶红(1997-)，硕士研究生，研究方向为自然地理学，（E-mail）2296667142@qq.com。

***通信作者：**龙翠玲，博士，教授，研究方向为植物生态学，（E-mail）longcuiling898@163.com。

leaf area (SLA) and leaf potassium content (LKC), leaf nitrogen content (LNC) increased first and then decreased, and leaf phosphorus content (LPC) decreased first and then increased.(3) Redundant analysis showed that plants were mainly distributed in the environment of high soil pH and relatively low STK, STP, SWC, SOM and STN in the early succession stage. Plant leaves in the community took high SLA, LNC and LPC, and low LA, LDMC, LT and LWC. Plants in the late succession stage were mainly distributed in the environment of high soil moisture and nutrients. LDMC, LT, LA and LWC showed an upward trend compared with the early succession stage, and SLA, LNC and LPC showed a downward trend compared with the early succession stage. In conclusion, with the forward succession of vegetation, plants adapt to the environment by changing functional traits, and leaf functional traits change from open strategy in the early succession to conservative strategy in the late succession.

Key words: karst forest, succession stage, leaf functional traits, soil factor, ecological strategy

植物功能性状是植物长期演化中形成的多种生理、形态、物候等方面的适应对策（罗恬等，2022），其变化通常表现为植物器官和生殖结构的变化(Cornelissen et al., 2003；孟婷婷等，2007)。叶片作为植物对环境变化最敏感的器官(宝乐和刘艳红，2009)，其功能性状综合体现了植物对资源的生产和利用能力(Zirbel et al., 2017)，从叶片功能性状研究植物对环境的适应与响应已成为生态学研究的重点之一。演替是群落内物种的构成随时间变化，向着具体方向进行、具有特定顺序的演变过程(李庆康和马克平，2002)。随着演替的进行，群落环境、群落组成和结构都将发生变化，群落内部的环境因子对叶片功能性状有强烈的影响，导致群落表现出趋同或者趋异的适应方式(Valérie et al., 2012)。如温带雨林演替初期的植物生长快速，且具有较高的气孔导度，而演替后期植物具有较高的叶片水分利用效率和比叶面积（Bonal et al., 2007)。长白山森林的茎组织密度、叶片氮含量、比叶面积随正向演替增加，叶干物质含量、叶片磷含量则减少（胡耀升等，2015)。北美温带落叶阔叶林随演替的进行 SLA 增大（Reich et al., 2003）。可见，植物叶功能性状在群落演替过程中产生相应的适应特征，不同演替阶段的光照、水分和土壤是影响植物生态策略的重要因素(Vile, 2006；张增可等，2019)。土壤与植物叶片功能性状的关系最为密切，一方面植物通过凋落物分解养分循环来改善土壤质量，另一方面土壤质量对植被生长及群落演替方向和速度有重要影响(慕宗杰，2017)。群落演替过程中，影响叶片功能性状的关键土壤因子不同（胡耀升等，2015；张增可等，2019）。因此，研究不同演替阶段植物叶片功能性状对土壤因子的响应，对揭示植物群落水平层次上的生态适应策略具有重要意义。

喀斯特森林是一类特殊的非地带性生物地理群落，与地带性植被相比具有生态环境脆弱、抗干扰能力差的特点(朱守谦，2003)。由于人类的干扰与破坏，西南地区的喀斯特森林出现不同程度的退化现象，退化喀斯特植被的恢复与重建成为恢复生态学的重要内容之一（王世杰等，2003）。喻阳华等（2021）对喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联进行了研究，从群落组成结构-性状-功能的角度，分析喀斯特森林生态系统的生态过程与功能，为群落种群优化配置和调控提供科学依据。茂兰自然保护区保存着世界同纬度地区原生性较强的喀斯特森林，是研究喀斯特森林更新演替规律的理想场所。有关茂兰喀斯特森林群落演替过程中优势种叶功能性状及对环境的响应研究较少，对群落动态变化过程中植物种群的生态适应性知之甚少。因此，对茂兰喀斯特森林群落演替过程中植物叶片功能性状与土壤因子的关系进行研究，拟从植物叶功能的角度探讨植物种群对喀斯特生境的适应策略，揭示喀斯特森林群落的动态演化规律。基于此，在茂兰自然保护区选取 5 个演替阶段（草本群落阶段、灌木群落阶段、灌乔群落阶段、乔木群落阶段和顶极群落阶段）(喻理飞等，2000)，测定与植物生长、资源利用力、竞争和抵御能力等密切相关的叶片功能性状和主要土壤理化性质，通过分析叶片功能性状和土壤因子之间的关系及其变化规律，旨在探讨：（1）喀斯特森林植物叶片功能性状随演替进行的变化规律；（2）不同演替阶段土壤因子的变化规律；（3）喀斯特森林植物叶片功能性状和土壤因子的关系，以期揭示群落演替过程中植物的生态策略，为退化喀斯特植被恢复中种群的调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于茂兰国家级自然保护区（107°52'—108°05' E，25°09'—25°20' N，海拔 430~1 078 m），地处黔桂交界。保护区内为典型的喀斯特峰丛地貌，地势整体为西北高东南低，平均海拔 800 m 以上。当地年均温 15.3 ℃，7 月均温 26.4 ℃，1 月均温 8.3 ℃，年均降雨量 1 320.5 mm，年均相对湿度 83%，属中亚热带季风湿润气候。地面基岩裸露，成土母岩以白云岩和石灰岩为主，土壤以黑色石灰土为主，土层较薄且多存于岩缝之中，富钙和富盐基化、有机质含量高，常绿落叶阔叶混交林是其植被类型(朱守谦，2003)。

1.2 样地设置与群落调查

在全面探查的基础上，采用空间代替时间的方法。选取具有代表性的处于不同演替阶段的典型样地，在选择样地时尽量保证立地条件的一致。在草本群落阶段选取 4 个 4 m×5 m 的草本样地（喻理飞等，2000），灌木群落阶段选取 4 个 10 m×10 m 灌木样地，灌乔群落阶段、乔木群落阶段和顶极群落阶段分别选取 4 个 20 m×20 m 的样地，共 20 个样地。在乔木样方内沿对角线设置 4 个 5 m×5 m 的灌木样方（张增可等，2019），然后在每个灌木样方中心选取一个 1 m×1 m 的草本样方，分别调查样地内灌木的种类、株数、株高、基径和盖度以及草本的种类和盖度（张增可等，2020）。树高＜2 m 的木本植物记为灌木（喻阳华等，2021），同时记录样地的经纬度和海拔。计算各个样地中乔木层、灌木层、草本层物种的重要值，选取重要值排序前 10 位的为优势种群，各演替阶段的优势种见（表 1）。

表 1　各演替阶段群落样地基本信息

Table 1　Basic information of plots in each succession stage

演替阶段 Succession stage	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	优势种 Dominant species
草本群落阶段 Herb stage	107°55′50″E，25°17′33″N	710.4~718	15~25	狗牙根、细柄草、苣荬菜、千里光、鬼针草、石韦、一年蓬、野草香、山马兰、秋海棠 *Cynodon dactylon*，*Capillipedium parviflorum*，*Sonchus wightianus*，*Senecio scandens*，*Bidens pilosa*，*Pyrrosia lingua*，*Erigeron annuus*，*Elsholtzia cypriani*，*Aster lautureanus*，*Begonia grandis*
灌木群落阶段 Shrub stage	107°55′55″E，25°18′39″N	748.3~752.6	20~25	水麻、野桐、宽苞十大功劳、南天竹、香叶树、胡颓子、裂果卫矛、青篱柴、鼠李、石岩枫 *Debregeasia orientalis*，*Mallotus tenuifolius*，*Mahonia eurybracteata*，*Nandina domestica*，*Lindera communis*，*Elaeagnus pungens*，*Euonymus dielsianus*，*Tirpitzia sinensis*，*Rhamnus davurica*，*Mallotus repandus*
灌乔群落阶段 Shrub-arbor stage	107°54′45″E，25°17′47″N	752.5~752.7	20~25	紫弹树、枫香树、南方荚蒾、箬竹、香叶树、宽苞十大功劳、月桂、山矾、朴树、狭叶海桐 *Celtis biondii*，*Liquidambar formosana*，*Viburnum fordiae*，*Indocalamus tessellatus*，*Lindera communis*，*Mahonia eurybracteata*，*Laurus nobilis*，*Symplocos sumuntia*，*Celtis*

				sinensis，*Pittosporum glabratum* var. *neriifolium*
乔木群落阶段 Arbor stage	107°55′56″E， 25°18′40″N	804.6~805.5	25~35	翅荚香槐、香港四照花、润楠、香叶树、轮叶木姜子、巴东荚蒾、小叶青冈、化香树、光皮梾木、黄梨木 *Platyosprion platycarpum*，*Cornus hongkongensis*，*Machilus nanmu*，*Lindera communis*，*Litsea verticillata*，*Viburnum henryi*，*Quercus myrsinifolia*，*Platycarya strobilacea*，*Cornus wilsoniana*，*Boniodendron minus*
顶极群落阶段 Climax stage	107°55′55″E， 25°18′37″N	759.5~764.2	30~35	朴树、青冈、球核荚蒾、大叶青冈、罗浮锥、化香树、云贵鹅耳枥、柿、樟叶槭、翅荚香槐 *Celtis sinensis*，*Quercus glauca*，*Viburnum propinquum*，*Quercus jenseniana*，*Cyclobalanopsis jenseniana*，*Castanopsis faberi*，*Platycarya strobilacea*，*Carpinus pubescens*，*Diospyros kaki*，*Acer cinnamomifolium*，*Platyosprion platycarpum*

1.3 植物功能性状的取样

于 2021 年 7—8 月对样地内优势种的叶片进行采集，此时植物生长茂盛。乔木和灌木植物的采集方法是：在每个样地中每一优势种选择 5 株生长成熟的植株，每株选择植物冠层中部的枝条，用高枝剪分别从东南西北方向采集 4 根长势良好的枝条，每根枝条采集完全展开、健康的叶片 10 片。草本植物的采样方法是：每个样地中每一优势种选择 10 株长势良好的植株，叶片较小的草本植物可适当增加采取 15~20 株，用短枝剪直接剪取充分展开的草本叶片(Cornelissen et al., 2003)。所有采集的叶片均去除叶柄，将采集的叶片铺展置于两片湿润的滤纸之间，放入自封袋内，按照样地编号放置在随身携带的保鲜箱内带回实验室测定。

1.4 叶片功能性状测定

选取的叶片功能性状包括叶面积(leaf area, LA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶厚度(leaf thickness, LT)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶片含水量(leaf water conten, LWC）、叶片碳含量(leaf carbon content, LCC)、叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC)、叶片磷含量(leaf phosphorus content, LPC)、叶片钾含量(leaf potassium content, LKC)、叶片氮磷比(LNC∶LPC)。将叶片用纱布擦拭干净后测定，叶片鲜重(leaf fresh weight, LFW)用电子天平称量(精度为 0.000 1)；叶面积用便携式激光面积仪（CI-202, Walz, Camma, USA）测定；叶厚度用数显千分尺测量(精度为 0.001 mm)，在沿着叶片主脉 0.25 cm 处均匀选 3 个点测量，3 个点厚度的平均值即为叶片厚度。将叶片放入温度为 120 ℃的烘箱内杀青 30 min，之后在 80 ℃下烘 24 h 至恒重，称量叶干重(leaf dry weight, LDW）。将烘干的叶片研磨粉碎，过 100 目筛用于叶片养分含量测定。叶片全碳含量与叶片全氮含量采用元素分析仪（德国 Elementar Vario Macro cube）测定；叶片全磷含量采用钼锑抗比色法测定，叶片全钾含量采用火焰光度法测定(Kuo, 1996)。比叶面积、叶干物质含量、叶片含水量按照下列公式进行计算(Kuo, 1996)。比叶面积=叶面积/叶片干重；叶干物质含量=叶片干重/叶片鲜重；叶片含水量=(叶鲜重-叶干重)/叶干重×100%。

1.5 土壤取样与测定

在设定样地中采集土壤样本，采样深度为 0~15 cm。喀斯特区土层浅薄且分布不连续，样地内部分土层深度不足 15 cm，因此在每个样方采用梅花 5 点采样法，在每个样方用土钻钻取 0~15 cm 的土样混合，每个样方设置 3 个重复。同时在样地中心位置用标准环刀取样，用于测定土壤含水量(soil water content, SWC)。将土钻土样自然风干，分别过筛（100 目和 60 目）后，进行土壤理化性质测定。具体测定方法为：土壤全氮含量(soil total nitrogen content, STN)采用元素分析仪（德国 Elementar Vario Macro cube）测定；土壤全磷含量(soil total phosphorus content, STP)采用氢氧化钠熔融法-钼锑抗比色法测定；土壤全钾含量(soil total potassium content, STK)采用氢氧化钠熔融法-火焰光度法测定；土壤有机质含量(soil organic matter content, SOM)采用重铬酸钾容量法-外加热法测定；pH 用酸度计测定（国家林业局，2000）。

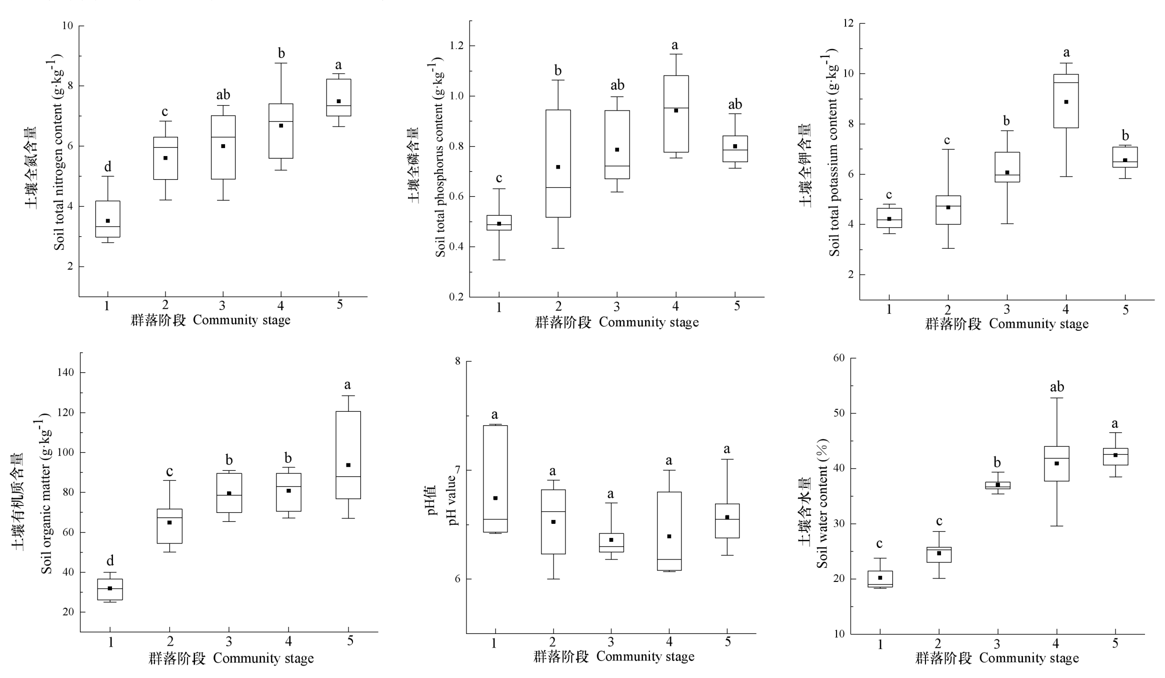
1.6 数据处理

用 Excel 2010 对数据进行整理，用 SPSS 25.0 进行单因素方差分析（One-way ANOVA），邓肯法（Duncan）对各演替阶段参数平均数进行显著性检验，分析土壤因子和叶片功能性状在各演替阶段的变化规律。Duncan 法的显著特点是不同平均数间的比较所采用的显著差数标准不同，从而克服了 LSD 法的明显缺点(刘万里，2007)。用 Conoco 5 进行冗余分析(redundancy analysis, RDA)，进一步验证植物叶片功能性状和土壤因子的关系。首先对原始数据进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)，判断其适合使用单峰模型(canonical correspondence analysis, CCA)还是线性模型(redundancy analysis，RDA)，分析结果显示排序轴梯度长度小于 3，因此选择冗余分析(Shen et al., 2015)。用 Origin 2018 可视化分析结果。

2 结果与分析

2.1 土壤因子随演替阶段的变化

在不同演替阶段，除 pH 值之外，其余土壤因子呈显著差异(P＜0.05)（图 1）。随群落正向演替的进行，STN、SOM 和 SWC 逐渐增加，其平均含量均为草本群落阶段最低，顶极群落阶段最高；STP 和 STK 整体呈先增加后减少的趋势，从草本群落阶段到乔木群落阶段逐渐增加，从乔木群落阶段到顶极群落阶段降低，其平均含量乔木群落阶段最高，顶极群落阶段次之，草本群落阶段最低；pH 值整体呈现减小的趋势，灌乔群落阶段的 pH 均值最小，各个阶段无显著差异，土壤呈弱碱性。总体而言，土壤养分和水分条件随群落演替的进展逐渐改善。



图中不同小写字母表示不同演替阶段差异显著（P＜0．05）。**1-5** 数字分别代表不同演替阶段。**1**．草本群落阶段；**2**．灌木群落阶段；**3**．灌乔群落阶段；**4**．乔木群落阶段；**5**．顶极群落阶段。下同。

Note: different small letters indicate significant differences in different succession stages (P<0.05) . Numbers **1-5** represent different succession stages. **1**. Herb stage; **2**. shrub stage; **3**. Shrub-arbor stage; **4**. Arbor stage; **5**. Climax stage. The same below.

图 1　喀斯特森林不同演替阶段土壤因子的变化规律

Fig. 1　Variation patterns of soil factors in different succession stages of karst forests

2.2 植物叶片功能性状随演替阶段的变化

所有植物的叶片功能性状随演替的进行均呈现出显著的变化(P＜0.05)（图 2）。随正向演替的进行 LA 显著增大，SLA 整体呈现出逐渐减小的趋势，草本群落阶段与灌木群落阶段、灌乔群落阶段、顶极群落阶段具有显著差异；LDMC 从草本群落阶段到灌木群落阶段显著增加，往后趋于平稳；LT 整体呈现出逐渐增大的趋势，从乔木群落阶段到顶极群落阶段 LT 略微减小；LCC 呈逐渐上升的趋势；LNC 呈现出波动上升下降的趋势，其平均含量在草本群落和灌木群落阶段最高，在顶极阶段最低；LPC 呈先下降后上升的趋势，演替的后期其平均含量低于前期，具体表现为从草本群落阶段到灌乔群落阶段逐渐下降，往后略微上升后下降；LWC 整体呈现出先下降后上升的趋势，草本群落阶段与灌木群落阶段、灌乔群落阶段、顶极群落阶段具有显著差异(P＜0.05)；LKC 随演替的进行呈现出逐渐下降的趋势，除乔木群落阶段和顶极群落阶段外，各个阶段的 LKC 均有显著差异（P＜0.05）。综上所述，随正向演替的进行，LA、LDMC、LT、LCC 逐渐上升，SLA、LKC 与之相反；LNC 呈现出先升后降的趋势，LPC 呈先下降后上升的趋势。植物叶片功能性状在不同演替阶段差异较大，其中 LA 最为敏感，LNC、LPC、LKC 次之。

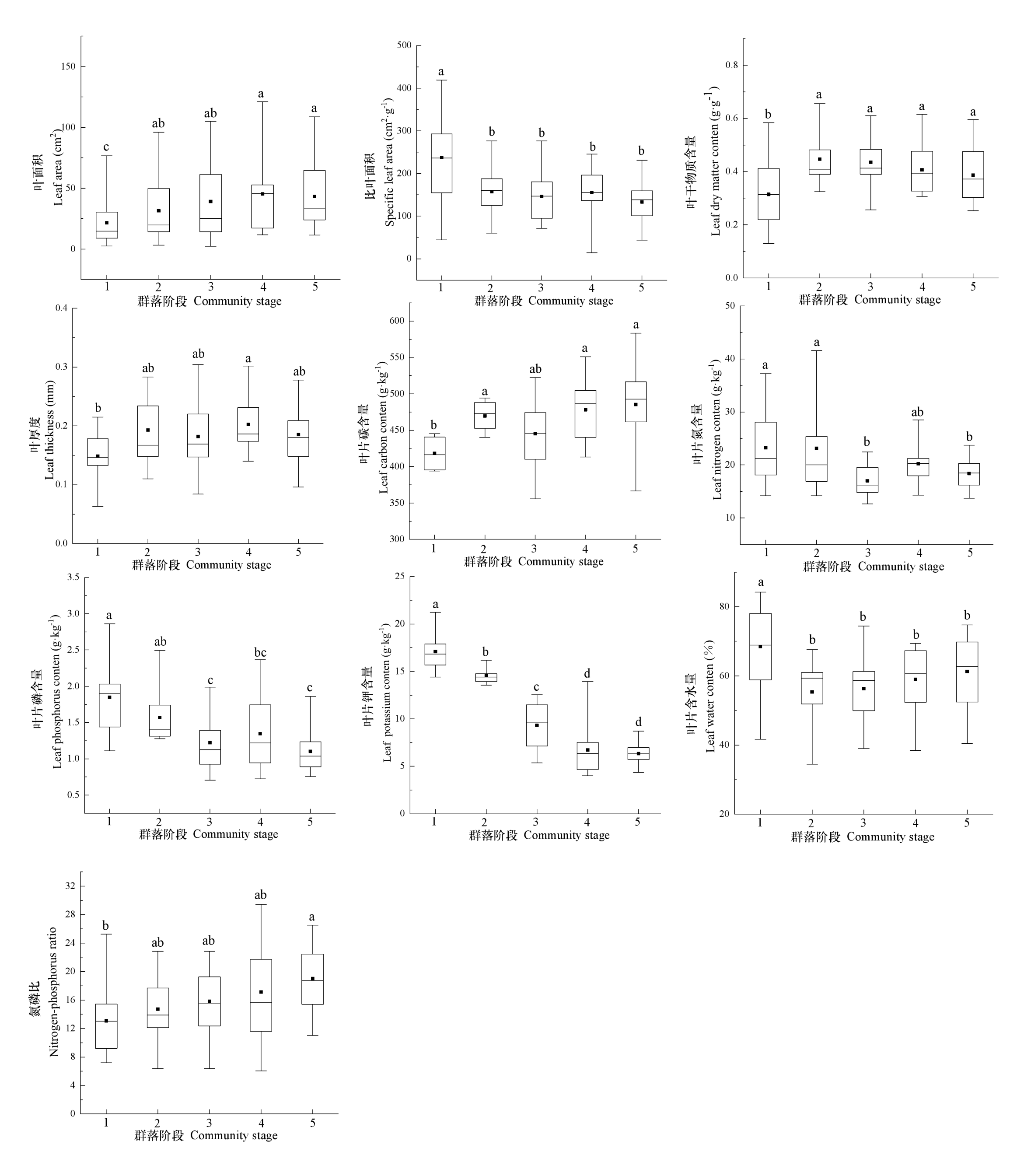
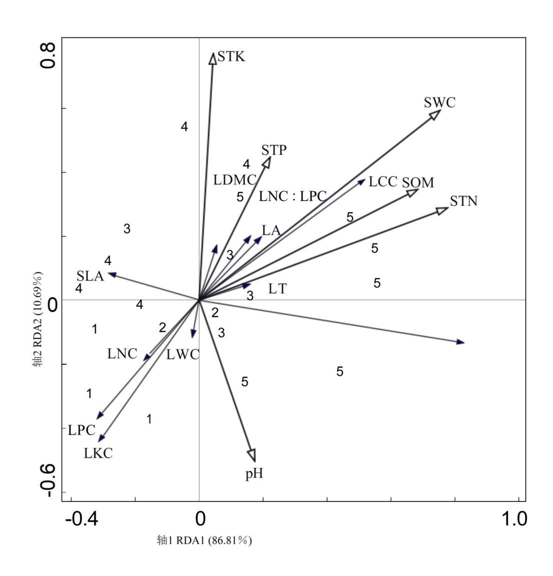


图 2　喀斯特森林不同演替阶段植物叶片功能性状的变化规律

Fig. 2 Variation patterns of plant leaf functional traits in different succession stages of karst forest

2.3 植物叶片功能性状与土壤因子的关系

在 RDA 结果中，STK、SWC、STN、SOM 是主要影响因子（图 3）。SLA 与 STK、STP 呈正相关，与 STN、SOM、PH 呈负相关；LDMC、LNC∶LPC、LA 与 STK、STP、SWC、SOM、STN 呈正相关，与 pH 呈负相关；LT 与 STK、STP、SWC、SOM、STN 呈正相关；LPC、LKC、LNC、LWC 与 pH 呈正相关，与 STP、SWC、SOM、STN 呈负相关。总体而言，演替初期阶段植物主要分布在土壤 pH 值高，STK、STP、SWC、SOM、STN 相对低的环境中，土壤水分和养分相对缺乏，而演替后期阶段植物主要分布在土壤 STP、SWC、SOM、STN 含量高，pH 值及 STK 较低的环境，土壤水分充足养分含量高。



冗余分析(RDA)表示叶功能性状和土壤因子间的相关性：连线长度与相关性呈正比；夹角介于 0°~90°时，两变量之间呈正相关；当夹角介于 90°~180°时，两者呈负相关关系；当夹角角度等于 90°时，表示二者无显著的相关关系（丁佳等，2011）。

Redundancy analysis (RDA) indicates the correlation between leaf functional traits and soil factors : the length of connection is proportional to the correlation ; when the angle is between 0° and 90°, there is a positive correlation between the two variables ; when the angle is between 90° and 180°, the two are negatively correlated ; when the angle is equal to 90°, it indicates that there is no obvious correlation between the two (Ding et al., 2011).

图 3 植物叶片功能性状与土壤因子的关系

Fig. 3 Relationship between plant leaf functional traits and soil factors

3 讨论

3.1 不同演替阶段土壤因子的变化特征

植物演替是植物与土壤相互作用的生态过程，土壤为植物生长提供必需的水分和营养元素，同时植物群落生长也影响土壤理化性质(岳琳艳，2015)。研究发现随着演替的正向进行，STN、SOM 呈逐渐增加的趋势。这是因为在演替进程中，随着植被由低级到高级演变，地表植被覆盖度的增大以及森林垂直结构的形成，改变了地表凋落物的构成及土壤水热条件，土壤微生物活动加强，凋落物分解速率加快，STN 和 SOM 得到有效积累(林德喜等，2004；郑鸾和龙翠玲，2020)。研究发现 STK 随正向演替的进行先增加后减少，但 STP 的变化趋势略有不同，从乔木群落阶段到顶极群落阶段呈下降的趋势。一方面是因为岩石的风化和淋洗是土壤磷来源的主要途径之一，茂兰喀斯特森林由于纯质厚层碳酸岩层成片集中分布，岩石裸露面积大(吴鹏，2017)，演替早期受地表径流冲刷作用强烈，促进成土母质中磷元素的释放，而到乔木群落阶段以后，森林垂直结构形成，地表径流作用减弱，因此磷元素的获得明显下降。另一方面是因为在自然状态下随植被的正向演替，土壤全 N 含量增加全 P 含量减少(Wright et al., 2004)，因此全 P 从草本群落阶段到乔木群落阶段的增幅低于有机碳和全氮，到乔木群落阶段后开始减少。李亚锦

等（2021）和韦兰英等（2006）研究发现随着群落正向演替的进行，SWC 得到逐渐改善，与本研究结果一致。虽然喀斯特地区有临时性干旱以及土壤水分渗漏性强这一特殊的生境基质（王世杰等，2003），但演替后期由于植被覆盖增加，土壤水分蒸发减小，能够很好的储藏水分，同时茂兰喀斯特森林林区内滞留水排泄点多，流量虽小，但动态稳定(朱守谦，2003)，均有利于土壤含水量的保存。

3.2 不同演替阶段植物叶片功能性状特征

LA 大小与水分状况密切相关，直接影响植物对光的截获和碳的获取能力(Milla & Reich, 2007)。熊玲等（2021）对茂兰喀斯特森林木本植物的研究发现 LA 较大，与本研究乔木群落阶段和顶极群落阶段一致，但钟巧连等（2018）对黔中喀斯特地区的研究却发现植物叶片的 LA 较小。这是因为茂兰喀斯特森林郁闭度大，随着正向演替的进行，植物对空间资源需求的增加，植物叶片增大能够使光合效益最大化，使其在阴凉、潮湿或者荫蔽的环境条件下占优势，因此植物采取增大 LA 的策略。SLA 反映植物获取和利用资源的能力，研究发现 SLA 随正向演替呈减小的趋势，说明在资源充足的后期环境中，植物对水分和养分的保存与利用效率提高，因此 SLA 减小。LDMC 反映植物保存养分以及对环境胁迫的适应能力，LT 则与植物水分和养分的保存和利用效率密切相关（孟婷婷，2007）。随正向演替的进行，LDMC 呈先增加后略微下降的趋势，LT 呈增加的趋势。这是因为喀斯特森林小生境复杂多样，土壤水分季节性亏缺大，植物普遍具有耐旱的特征，演替的后期植被盖度增大，群落环境趋于稳定，因此植物采取保守性策略以提高资源利用效率。

植物 LNC、LPC 和 N∶P 是反应植物光合作用和养分限制的重要指标(Tilman et al., 1997; Vile et al., 2006)。演替初期的 LNC 和 LPC 高，演替后期反之。原因可能与植物自身有关，在生长初期因叶片生长旺盛，需要大量的蛋白质与核酸来提供生长所需条件，因此提升了 N、P 浓度，而到了演替中后期植物所吸收的养分迁移到其他的生长器官，导致叶片中的含量有所降低(孙书存和陈灵芝，2001)。N∶P 对于衡量植物营养利用情况具有关键作用(曾德慧和陈广生，2005)，比值低表明植物生长速率快(Evine & Chapin, 2003)。当 N∶P<14 时，植物生长受 N 限制；当 N∶P>16 时，植物生长受 P 限制；当 N∶P 在 14~16 之间时，则同时受 N、P 限制(Koerselman & Meuleman, 1996)。本研究中各个演替阶段的平均值分别约为 13、15、15、17、18（图 2），总体而言草本群落阶段到灌木群落阶段先受 N 限制，其限制性逐渐减小，灌木和灌乔群落阶段受 N、P 共同限制。从乔木群落阶段到顶极群落阶段受 P 的限制，高于 He 等(2008)研究的中国木本的 N∶P(15.9)，表明在演替的后期植物生活在 N 元素含量相对丰富，P 元素含量相对缺乏的环境中，为维持自身的生长需要而采取缓慢生长方式，这也符合茂兰喀斯特森林树木生长速度缓慢的特性（朱守谦，2003）。

3.3 喀斯特森林植物叶片功能性状与土壤因子的关系

植物与土壤间存在极强的物质转化关系(Chai et al., 2016)，一方面植物的枯枝落叶在微生物的作用下分解成营养物质返回土壤，同时植物的根系释放的营养元素也使土壤理化性质发生变化。另一方面植物生长过程中所需的水分与养分由土壤提供，对植物功能性状的变化有重要影响(张增可等，2019)。研究发现不同演替阶段的植物叶片性状与土壤因子具有相关性（图 3），说明不同演替阶段植物的叶片功能性状对土壤因子的变化响应明显。演替早期阶段土壤水分和养分相对匮乏，群落内植物采取高 SLA、LNC、LPC，低 LA、LDMC、LT、LWC 的性状组合，植物的寿命短，采取开放性策略快速获取资源。随正向演替的进行森林垂直层次的形成，群落结构复杂，群落内的生境条件改善，到乔木和顶极群落阶段的土壤水分和养分含量高，植物的 LDMC、LT、LA、LWC 与演替初期相比升高，SLA、LNC、LPC 与演替初期相比下降，植物采取保守性策略生长缓慢，增强资源的保存能力以适应喀斯特地区的特殊生境，这与前人的研究结果相似(Tilman et al., 1997；林德喜等，2004；Vile et al., 2006；柴永福，2013；张增可等，2019)。总之，茂兰喀斯特森林在演替过程中，土壤养分和水分条件得到改善，植物群落由演替初期的速生、耐贫瘠的草本和灌木过渡到耐荫、生长缓慢的乔木和顶极群落；植物叶片功能性状由演替初期的快速生长，开放性策略转向后期的慢速生长，保守性策略。

4 结论

在不同的演替阶段，植物通过改变功能性状来适应环境。茂兰喀斯特森林植被演替过程中，土壤因子的特性变化差异较大，植物叶片性状在草本和灌木群落阶段采取高 SLA、LNC、LPC，低 LA、LDMC、LT、LWC 的性状组合，乔木和顶极群落阶段反之，由演替初期的快速生长，开放性策略转向后期的慢速生长，保守性策略。土壤因子与演替过程中的植物叶片功能性状相互响应，其中土壤水分、全氮、有机质和全钾是茂兰喀斯特森林群落演替过程中植物叶片功能性状变化的主要影响因子，在演替前期植物生长受氮含量的限制，随演替的进行限制作用减小，到乔木和顶极群落阶段受磷含量的限制。本文探究了茂兰喀斯特区植物叶片性状和土壤因子随演替的变化规律以及叶片性状对环境变化采取的适应策略，进一步的研究还需综合其他环境因素，深入探讨茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶功能性状与其他环境因素的关系。

参考文献：

BAO L, LIU YH, 2009. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing[J]. Acta Ecol Sin, 29(7): 3692-3703. [宝乐，刘艳红，2009. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较[J]. 生态学报，29(7): 3692-3703.]

BONAL D, CÉLINE B, BRECHET C, et al., 2007. The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits[J].Ann For Sci, 64(2): 169-176.

CHAI YF, 2013. Leaf traits in dominant species from diffee seondarysuccession stages of deciduous forest in the Loess Plateau of Northern China[D]. Shaanxi: Northwest University. [柴永福，2013. 陕北黄土高原落叶林不同演替阶段优势物种的叶属性[D]. 陕西：西北大学.]

CHAI YF, YUE M, WANG M, et al., 2016. Plant functional traits suggest a change in novel ecological strategies for dominant species in the stages of forest succession[J]. Oecologia, 2016, 180(3): 771-783.

CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Aust J Bot, 51(4): 335-380.

DING J, WU Q, YAN H, et al., 2011. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. Biodivers Sci, 19(2): 158-167. [丁佳，吴茜，闫慧，等，2011. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. 生物多样性，19(2): 158-167.]

EVINER VT, CHAPIN FS, 2003. Functional matrix: a conceptual frame work for predicting multiplePlant effects on ecosystem processes[J]. Ann Rev Ecol Evol S, 34(1): 455-485.

HE JS, WANG L, FLYNN DFB, et al., 2008. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes[J]. Oecologia, 155(2): 301-310.

HU YS, MO XY, LIU YH, 2014. The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains[J]. Acta Ecol Sin, 34(20): 5915-5924. [胡耀升，么旭阳，刘艳红，2014. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系[J]. 生态学报，34(20): 5915-5924.]

KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM, 1996. The Vegetation N：P Ratio: a New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limi tation[J]. J Appl Ecol, 33(6): 1441-1450.

KUO S, 1996. Methods of soil analysis[M]. Madison, Wisconsin, USA: Soil Science Society of America, Inc.,American Society of Agronomy, Inc.,869-919.

Li QK, MA KP, 2002. Advances in plant succession ecophysiology[J]. Chin J Plant Ecol, 26(S1): 9-19. [李庆康，马克平，2002. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化[J]. 植物生态学报，26(S1): 9-19.]

LI YJ, ZHENG JM, WANG GZ, et al., 2021. A Study of Functional Traits of Natural Secondary Forests and

Their Influencing Factors in Different Succession Stages in Karst Areas: A Case Study of Dahei Mountain, Yunnan Province[J]. Acta Geosci Sin, 42(03): 397-406. [李亚锦，郑景明，王根柱，等，2021. 喀斯特区天然林不同演替阶段功能性状特征及其影响因素研究——以云南大黑山为例[J]. 地球学报，42(3): 397-406.]

LIN DX, FAN HB, SU BQ, et al., 2004. Effect of interplantation of broad- leaved trees in pinus massoniana forest on physsical and chemical properties of the soil[J]. Acta Pedol Sin, 41(4): 655-659. [林德喜，樊后保，苏兵强，等，2004. 马尾松林下套种阔叶树土壤理化性质的研究[J]. 土壤学报，41(4): 655-659.]

LIU WL, 2007. Evaluation of Multiple Comparison methods with quantitative data[D]. Xinjiang: Xinjiang Medical University. [刘万里，2007. 计量资料多重比较方法评价[D]. 新疆：新疆医科大学.]

Luo T, Yu FY, Lian JY, et al., 2022. Impact of canopy vertical height on leaf functional traits in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan[J]. Biodivers Sci, 30(5): 4-17. [罗恬，俞方圆，练琚愉，等，2022. 冠层垂直高度对植物叶片功能性状的影响:以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林为例[J]. 生物多样性，30(5): 4-17.]

Meng TT, Ni J, Wang GH, 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. Chin J Plant Ecol, 31(1): 150-165. [孟婷婷，倪健，王国宏，2007. 植物功能性状与环境和生态系统功能[J]. 植物生态学报，31(1): 150-165.]

MILLA R, REICH PB, 2007. The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size[J]. P Roy Soc B-Biol Sci, 274(1622): 2109-2115.

MU ZJ, LIU GH, GUI R, et al., 2020. Dynamic changes of plant community structure at different recovery stages of aerial-seeding region in Otindag Sandy Land[J]. J Huazhong Agric Univ, 39(4): 46-56. [慕宗杰，刘果厚，桂荣，等，2020. 浑善达克沙地飞播区不同恢复阶段植物群落结构动态变化[J]. 华中农业大学学报，39(4): 46-56.]

REICH PB, WRIGHT IJ, CAVENDER-BARES J, et al., 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies[J]. Int J Plant Sci, 164(S3): S143-S164.

Shen ZY, Hou XS, Li W, et al., 2015. Impact of landscape pattern at multiple spatialscales on water quality: A casestudy in a typical urbanised watershed in China[J]. Ecol Indic, 48: 417-427.

State Forestry Administration, 2000. Forestry Industry Standard of the People's Republic of China - Forest Soil Analysis Method[M]. Beijing: China Standards Press. [国家林业局，2000. 中华人民共和国林业行业标准-森林土壤分析方法[M]. 北京：中国标准出版社.]

SUN SC, CHEN LZ, 2001. Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of Quercus Liaoiaotungensis in the Dongling Mountain region[J]. Chin J Plant Ecol, 25(1): 76-82. [孙书存，陈灵芝，2001. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率[J]. 植物生态学报，25(1): 76-82.]

TILMAN DL, KNOPS J, WEDIN D, 1997. The influenced of functional diversity and compostion on ecosystem processes[J]. Science, 277: 1300-1302.

VALÉRIE R, CYRILLE V, FRANCOIS M, 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies[J]. Oikos, 121(11): 1761-1770.

VILE D, SHIPLEY B, GARNIER E, 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession[J]. Ecology, 87(2): 504–517.

WANG SJ, LI YB, LI RL, 2003. Karst Rocky Desertification:formation background, evolution and comprehensive taming[J]. Quatern Sci, 23(6): 657–666. [王世杰，李阳兵，李瑞玲，2003. 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理[J]. 第四纪研究，23(6): 657–666.]

WEi LY, SHANGGUAN ZP, 2006. Relationship between vertical distribution of fine root in different successional stages of herbaceous vegetation and soil environment in Loess Plateau[J]. Acta Ecol Sin, 26(11): 3740-3748. [韦兰英，上官周平. 黄土高原不同演替阶段草地植被细根垂直分布特征与土壤环境的关系[J]. 生态学报，26(11): 3740-3748.]

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.

WU P, 2017. Study on ecological stoichiometric characteristics of plant Leaf-Litter-Soil in the process of natural restoration in Maolan karst forest[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [吴鹏，2017. 茂兰喀斯特森林自然恢复过程中植物叶片—凋落物—土壤生态化学计量特征研究[D]. 北京：中国林业科学研究院.]

XIONG L, LONG CL, LIAO QL, et al., 2022. Leaf functional traits and their interrelationships of woody plants in Karst forest of Maolan[J]. Chin J Appl Environ Biol, 28(1): 152-159.[熊玲，龙翠玲，廖全兰，等，2022. 茂兰喀斯特森林木本植物叶的功能性状及其相互关系[J]. 应用与环境生物学报，28(1): 152-159.]

YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2000. A study on evaluation of natural restoration for degraded karst forest[J]. Sci Silvae Sin, 36(6), 12-19. [喻理飞，朱守谦，叶镜中，等，2000. 退化喀斯特森林自然恢复评价研究[J]. 林业科学，36(6): 12-19.]

YU YH, ZHONG XP, ZHENG W, et al., 2021. Species diversity, functional traits, stoichiometry and correlation of plant community in different succession stages of karst forest[J]. Acta Ecol Sin, 41(6): 2408-2417. [喻阳华，钟欣平，郑维，等，2021. 喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联[J]. 生态学报，41(6): 2408-2417.]

YUE LY, ZHENG JQ, HAN SJ, et al., 2015. Soil chemical properties and microbial community structure at different succession stages of temperate forest in Changbai Mountains[J]. Chin J Ecol, 34(9): 2590-2597. [岳琳艳，郑俊强，韩士杰，等，2015. 长白山温带森林不同演替阶段土壤化学性质及微生物群落结构的变化[J]. 生态学杂志，34(9): 2590-2597.]

ZENG DH, CHEN GS, 2005. Ecological stoichiometry:a science to explore the complexity of living systems[J]. Chin J Plant Ecol, 29(6): 141-153. [曾德慧，陈广生，2005. 生态化学计量学：复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报，29(6): 141-153.]

ZHANG ZK, ZHENG XX, LIN HZ, et al., 2019. Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants[J]. Acta Ecol Sin, 39(10): 3749-375. [张增可，郑心炫，林华贞，等，2019. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律[J]. 生态学报，39(10): 3749-3758.]

ZHANG ZK, WU YH, WANG Q, et al., 2020. Effects of environmental factors on stem and leaf functional traits of island plants[J]. Guihaia, 40(3): 433-442. [张增可，吴雅华，王齐，等，2020. 黄柳菁.环境因子对海岛植物茎、叶功能性状的影响[J]. 广西植物，40(3): 433-442.]

ZHENG L, LONG CL, 2020. Differences of plant diversity and soil physicochemical properties in Maolan karst forest under different topographic conditions[J]. Guihaia, 40(6): 792-801. [郑鸾，龙翠玲，2020. 茂兰喀斯特森林不同地形植物多样性与土壤理化特征研究[J]. 广西植物，40(6): 792-801.]

ZHONG QL, LIU LB, Xu X, et al., 2018. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China[J]. Chin J Plant Ecol, 42(5): 562-572. [钟巧连，刘立斌，许鑫，等，2018. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. 植物生态学报，42(5): 562-572.]

ZHU SQ, 2003. Study of karst forest ecology-III[M]. Guiyang: Guizhou Sci-tech Publishing House. [朱守谦，2003. 喀斯特森林生态研究-III[M]. 贵阳：贵州科技出版社.]

ZIRBEL CR, BASSETT T, GRMAN E, et al., 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration[J]. J Appl Ecol, 54(4): 1070-1079.